Beobachtungen nötigen Studien mangels der erforderlichen Mittel nicht machen konnte.

Welchen Einfluß hat der Eisengehalt eines Gewebes auf dessen magnetisches Verhalten?

Ein kurzer Rückblick auf die im früheren angeführten Tatsachen zeigt uns, daß der Diamagnetismus im Pflanzenreich viel häufiger ist als der Paramagnetismus, letzterer zwar auch, aber nur vereinzelt auftritt. Wenn man bedenkt, daß am Aufbau eines Gewebes stets Mineralsubstanzen Anteil nehmen, die bis auf zwei, Mangan und Eisen, diamagnetisch sind, so wird namentlich mit Rücksicht auf das oben angeführte magnetische Verhalten der an dem Aufbau der Zellen anteilnehmenden organischen Stoffe das Vorherrschen des Diamagnetismus wohl verständlich. Da nun sämtliche Stoffe, aus denen das Pflanzengewebe besteht, ihren Einfluß im magnetischen Felde in additiver Weise geltend machen, so ist wohl klar, daß der Paramagnetismus eines Gewebes nur auf die beiden Elemente Mangan und Eisen zurückzuführen ist. Vor allem interessiert die Frage, in welcher Weise das Eisen das magnetische Verhalten eines Gewebes bestimmt.

Die Verbreitung dieses Elementes im Pflanzenreich ist bekanntlich eine außerordentlich große und seine Rolle im Leben der Pflanze eine sehr bedeutende. Seine Verbreitung wurde unter anderen auch von H. Molisch[1] in einer sehr anziehenden Schrift in eingehender Weise behandelt. Nach seinen Untersuchungen liegt das Eisen in der Pflanze in zweierlei Modifikationen vor, nämlich in einer solchen, in der es sich durch die gewöhnlichen Reagenzien auf Eisensalze (Oxydul- und Oxydsalze), z. B. mit Ferrocyankalium und Rhodankalium, leicht nachweisen läßt, und in einer zweiten, bei der alle diese Reaktionen mißlingen. Diese zweite Art der Eisenverbindungen, welche sich erst nach Behandlung mit gesättigter wässeriger Kalilauge nachweisen lassen, nennt Molisch »maskiertes Eisen«.

---

[1] H. Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.

Alles in der Pflanze vorkommende maskierte Eisen liegt nach der Ansicht Molisch' in organischer Bindung vor, über deren Natur wir bisher nicht ins Klare gekommen sind. Aus den Eisenverbindungen, welche in der Asche der Pflanzengewebe sich befinden, läßt sich kein Schluß auf die Verbindung ziehen, in welcher das Eisen in derselben vorkommt. Eingehende Studien über das magnetische Verhalten von organischen Eisensalzen sind vor langer Zeit von Hofrat Wiesner[1] angestellt worden. Von den bekanntesten Eisenverbindungen organischer Natur ist nach Wiesner's Untersuchungen das gelbe Blutlaugensalz, Ferrocyankalium, diamagnetisch, während Ferricyankalium, das rote Blutlaugensalz, entschieden paramagnetisch ist. Man sieht hieraus, daß es Eisenverbindungen gibt, die entschieden diamagnetisch sind. Welcher Art aber die diamagnetischen Eisenverbindungen sind, welche in den trotz bedeutenden Eisengehaltes doch diamagnetischen Pflanzengeweben auftreten, konnte nicht festgestellt werden. Diese beiden Eisensalze wurden von mir als Ausgangsobjekte für meine Untersuchungen verwendet. Zunächst überzeugte ich mich, bis zu welchem Grade der Konzentration einer Lösung von rotem Blutlaugensalz sich der Diamagnetismus des Wassers geltend mache; dabei kam ich zu dem Resultat, daß selbst eine 20prozentige Ferricyankaliumlösung noch diamagnetisch ist und erst bei dem Mischungsverhältnis: 25 *g* rotes Blutlaugensalz auf 100 *g* destilliertes Wasser der Paramagnetismus des Eisensalzes ausschlaggebend ist.

An der Hand der in oben angeführtem Werke von Molisch[2] enthaltenen Tabellen zur Eisengehaltbestimmung sowie der Aschenanalysen von Wolff[3] untersuchte ich eine Reihe von Pflanzen mit auffallend hohem, in der Asche nachgewiesenem Eisengehalt. Unter anderem erhielt ich mit solchen Pflanzen folgende Resultate:

---

[1] Wiesner, Untersuchungen über das magnetische Verhalten einiger Cyanverbindungen des Eisens, Nickels, Cobalts. Sonderabdruck aus dem XLVI. Bande dieser Sitzungsberichte. Wien 1862.

[2] H. Molisch, l. c., p. 43 f.

[3] E. Wolff, Aschenanalysen. Berlin 1871.

	Eisengehalt	
Rettich, Blätter	8·72 %	der Reinasche stark diamagnetisch.
Lupine	7·40	
Kiefernholz	10	
Kiefernadeln	8·08	
Buche, Blätter	1·44	
Lärche, Blätter	6·41	
Fichtenholz	14	
Daucus Carota, Blätter	2·74	
Kohlrabi, Blätter	7·05	
Allium Cepa, Blätter	6·04	
Trapa natans	26	

Fast sämtliche in vorstehender Tabelle angeführten Objekte untersuchte ich auch im trockenen Zustande, nachdem ich sie mehrere Stunden einer Temperatur von 110° C. ausgesetzt hatte, und fand, daß sie auch dann noch diamagnetisch waren. In diesem Falle kommen für das magnetische Verhalten nur die organischen und mineralischen Bestandteile des Gewebes in Betracht. Hiebei ist nur zweierlei möglich, entweder ist der Diamagnetismus der diamagnetischen Stoffe ein so bedeutender, daß er den Paramagnetismus des vorhandenen Eisens überwiegt, oder es sind in dem betreffenden Gewebe keine paramagnetischen Eisensalze enthalten. Um mich zu überzeugen, wie weit ein paramagnetisches Eisensalz eines Gewebes, indem es suspendiert ist, sich geltend macht, ging ich in folgender Weise vor. Ein rechteckiges Stück reine Sulfitzellulose wurde bei 110° C. so lange getrocknet, bis keine Gewichtsabnahme mehr stattfand. Die Trockensubstanz, deren Gewicht 0·572 *g* betrug, wurde in eine zehnprozentige rote Blutlaugensalzlösung 8 Tage lang eingelegt und dann wieder bei 110° C. getrocknet. Sie ergab infolge Aufnahme des Eisensalzes eine Gewichtszunahme von 0·049 *g* und war paramagnetisch, während sie vor dem Einlegen in die Lösung sich diamagnetisch verhielt. Ein anderes trockenes Stück Zellulose von 0·984 *g*, welches in fünfprozentige rote Blutlaugensalzlösung eingelegt worden war, erwies sich nach einer Aufnahme von 0·018 *g* der Eisenverbindung (etwa 2 %) gleichfalls paramagnetisch.

In gleicher Weise machte ich den Versuch mit Samen von *Phaseolus*, *Cucurbita* und fand, daß schon nach dem Imprägnieren mit ganz geringen Mengen von rotem Blutlaugensalz sonst diamagnetische Gewebe paramagnetisch wurden.

Wenn nun einzelne Pflanzen trotz ihres hohen Eisengehaltes auch in völlig wasserfreiem Zustande diamagnetisch sind, so ist wohl die Annahme berechtigt, daß hier das Eisen in Form einer Verbindung vorliegt, die dem gelben Blutlaugensalz analog gebaut ist, oder doch wenigstens sich magnetisch wie dieses verhält, wie schon oben hervorgehoben wurde. In anderen Fällen wurde in einzelnen Geweben, wie z. B. Peridermen, Oberhäuten, Parenchym aus den Früchten von *Lunaria biennis*, teilweise auch Hollundermark deutlich Paramagnetismus beobachtet. Daß dieser einzig und allein dem im Gewebe enthaltenen Eisen, nebenbei vielleicht auch dem Mangan zuzuschreiben ist, ist selbstverständlich und mit Rücksicht auf das entgegengesetzte Verhalten der beiden Blutlaugensalze ist man wohl zu dem Schlusse berechtigt, daß in den ausgesprochenen paramagnetischen Geweben das Eisen in Form einer dem roten Blutlaugensalze analog gebauten Verbindung oder eines gewöhnlichen Eisensalzes vorkommt.[1] Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß in dem Gewebe beide Arten von Eisensalzen, nämlich Oxyd- und Oxydulverbindungen, vorkommen, wobei selbstverständlich die quantitativ reichlichere den magnetischen Charakter des Gewebes bestimmt. Damit findet aber auch die Tatsache, daß manche Gewebe im frischen Zustande diamagnetisch, im trockenen Zustande aber paramagnetisch sind, eine sehr einfache Erklärung. Im wasserreichen Zustande ist eben der Paramagnetismus der vorhandenen Eisensalze zu schwach, so daß er dem ziemlich bedeutenden Diamagnetismus des liquiden Wassers und der übrigen Stoffe gegenüber nicht zur Geltung kommen kann.

---

[1] Wiesner. In der oben zitierten Schrift heißt es: Diejenigen Cyanverbindungen des Fe, Ni, Co, in welchen diese Metalle wie in einem Haloidsalze enthalten sind, verhalten sich paramagnetisch. Diejenigen Verbindungen, in welchen Cyan mit einem der drei genannten Metalle zu einem zusammengesetzten Radikal verbunden erscheint, können sowohl paramagnetisch als auch diamagnetisch sein.

Selbstverständlich hängt der Grad des Paramagnetismus von der Art der Eisenverbindung ab, welche sich in der Pflanze vorfindet. Die Art dieser Abhängigkeit ist aus den Magnetisierungszahlen ersichtlich, die, bezogen auf ein Grammmolekül, im Liter für Ferroverbindungen $K = 8.10^{-6}$, für Ferriverbindungen $K = 12.5^{-6}$ und für analoge Manganverbindungen 15.10^{-6} betragen.

Auch in der älteren Literatur wurde schon der verschiedene Grad des Magnetismus je nach der Beschaffenheit des Eisensalzes berücksichtigt. So gab Plücker folgendes an: Setzt man den Magnetismus des metallischen Eisens = 100.000, so ist der Magnetismus im Oxyd nur mehr 714, im Eisenglanz 761, Eisenoxydhydrat 296, in der Lösung von salpeterhaltigem Eisenoxyd 410, im salzsauren Eisenoxydul 490.

An dieser Stelle will ich einer Beobachtung Erwähnung tun, die ich an den Blättern von *Philadelphus coronarius* mehrere Male machte, sowohl an Blättern von verschiedenen Sträuchern dieser Art als auch zu verschiedener Zeit. Ich fand nämlich, daß Blätter dieser Art in einem schwachen Magnetfelde deutlich paramagnetisch waren, während sie abgestoßen wurden, sobald ich durch Einschalten stärkerer Ströme die Feldstärke vergrößerte. Ich machte den Versuch in der Weise, daß ich ein kleines rechteckiges Stück solcher Blätter zwischen beiden Polspitzen, die 22 *mm* voneinander entfernt waren, so aufhing, daß es frei schweben konnte: es stellte sich zwischen beiden Polspitzen axial ein; als ich die Feldstärke durch Einschalten stärkerer Ströme änderte, wurde es mäßig, aber deutlich abgestoßen. Dann ließ ich dasselbe Stück zwischen beiden Spitzen, die aber nur 6 *mm* voneinander entfernt waren, schweben und fand, daß es sich mit seiner Fläche auf die Verbindungslinie der beiden Pole senkrecht (äquatorial) stellte.

Eine Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung vermag ich nicht zu geben, sondern begnüge mich damit, auf analoge Beobachtungen von Plücker[1] hinzuweisen, welcher fand, daß

---

[1] Aus Pfaundler, Lehrb. der Physik, III. Bd., p. 984 ff. Braunschweig 1888 bis 1890.

Substanzen, denen Eisen in geringen Mengen beigemengt ist, sich in schwachen Feldern paramagnetisch, in starken Feldern aber diamagnetisch verhalten. Der Grund dafür ist der, daß das Eisen, wie von Physikern gezeigt wurde, über eine gewisse Grenze hinaus nicht magnetisiert werden kann. Wenn nun in einer Substanz geringe Mengen Eisen enthalten sind, genügen schon schwache magnetische Kräfte, um das Maximum des Magnetismus zu erzeugen. Sobald die Stromstärke wächst, so wächst proportional damit die Stärke des Diamagnetismus der ungleich größeren diamagnetischen Substanz.

Ob diese Erklärung auch für die von mir beobachtete Erscheinung ausreicht, vermag ich nicht zu entscheiden. Wenn nun einzelne Gewebe schon im frischen Zustande einen starken Magnetismus zeigen, wie z. B. die obgenannten Periderme, Oberhäute u. a., so ist wohl mit Recht anzunehmen, daß hier die Speicherung von paramagnetischen Eisensalzen eine sehr reichliche ist. Für anorganische Eisensalze wurde bereits von Physikern gezeigt, daß der Magnetismus dem Salzgehalte der Lösung proportional ist. In der Tat wurde von Molisch[1] nachgewiesen, daß gerade in Oberhäuten einzelner Pflanzen eine sehr starke Eisenreaktion zu beobachten ist. Was nun endlich das Mangan betrifft, welches unter den in der Pflanzenasche sich findenden Mineralsubstanzen gleichfalls paramagnetisch ist, vermag ich nicht zu sagen, in welcher Weise es bei der Beeinflussung des magnetischen Verhaltens der vegetabilischen Gewebe beteiligt ist. Seine Verbreitung in Pflanzen ist bekanntlich, wie neuerliche Untersuchungen gelehrt haben, eine viel größere, als man früher angenommen hat, aber sein Prozentsatz in der Pflanzenasche meist geringer als der des Eisens. Eine Ausnahme hievon machen *Usnea barbata* mit 5·5 % und *Trapa natans*, bei welcher die Asche der Blätter 14 %, die Asche der Samenschalen 68 % Mangan enthalten; sowohl *Usnea barbata*, als auch Blätter von *Trapa natans* habe ich diamagnetisch gefunden.

Daß infolge des additiven Verhaltens sämtlicher in Geweben enthaltenen Stoffe auch das Mangan zum Teil für

---

[1] Molisch, l. c., p. 45.

den Magnetismus eines Gewebes mitbestimmend ist, ist wohl erklärlich.

Genauere Versuche über diesen Gegenstand habe ich jedoch nicht gemacht.

Resumé.

1. Die Mehrzahl der Pflanzengewebe ist, wie schon Wiesner fand, diamagnetisch; doch gibt es auch Pflanzengewebe, welche paramagnetisch sind.

2. Das magnetische Verhalten der vegetabilischen Gewebe wird vom Wassergehalte, von der Zellstruktur und vom Eisengehalte beeinflußt.

3. Die an Eisen reichen Gewebe sind häufig, wie schon Wiesner zeigte, diamagnetisch; doch gibt es, wie der Verfasser zeigte, auch eisenreiche Gewebe, welche einen entschiedenen paramagnetischen Charakter an sich tragen. Im ersteren Falle ist das Eisen zweifellos in einer diamagnetischen Verbindung vorhanden, im letzteren hingegen in Form eines gewöhnlichen Eisensalzes oder überhaupt in einer paramagnetischen Eisenverbindung.

4. Der Paramagnetismus ist zweifellos auf in demselben enthaltene paramagnetische Metallverbindungen, in erster Linie auf Eisen, zurückzuführen.

5. In den Pflanzengeweben sind magnetische Achsen nachweisbar, welche, soweit die bisherigen Beobachtungen reichen, mit den geometrischen Hauptachsen der die Gewebe zusammensetzenden Zellen zusammenfallen.



Über den Geotropismus von *Caulerpa prolifera*

von

G. Haberlandt,

k. M. k. Akad.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 5. April 1906.)

I.

Über den Geotropismus der Algen ist bisher nur wenig bekannt geworden und verschiedene Forscher, wie Berthold, Noll, Oltmanns[1] u. a. haben die Ansicht ausgesprochen, daß der Geotropismus bei den Orientierungsbewegungen der Algen überhaupt nur eine untergeordnete Rolle spiele. Um so interessanter mußte es sein, an einem hiezu besonders geeigneten Objekte den Geotropismus etwas eingehender zu studieren. Meine Wahl fiel auf *Caulerpa prolifera* Lamour, und zwar nicht nur deshalb, weil bereits Klemm für die Sprosse dieser Siphonee einen wenn auch nur schwachen negativen Geotropismus angegeben hat, sondern auch deshalb, weil bei dieser merkwürdigen Pflanze der Vergleich der festzustellenden Erscheinungen mit den geotropischen Vorgängen bei hochentwickelten Pflanzen besonders lehrreich zu werden versprach.

Die nachstehend beschriebenen Beobachtungen und Experimente wurden in der letzten Märzwoche und im April 1904 an der zoologischen Station zu Neapel angestellt. Dem k. k. Ministerium für Kultus und Unterricht bin ich für die

---

[1] Fr. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. 1905, II. Bd., p. 227.

Bewilligung eines Arbeitsplatzes und der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien für die Gewährung einer Reisesubvention zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

II.

Über den Geotropismus von *Caulerpa prolifera* liegen bisher nur Angaben von Klemm[1] vor. Er setzte Stücke der Pflanze, die alle Arten von Prolifikationen besaßen, in den verschiedensten Stellungen in ein größeres Gefäß ein, das vollständig verdunkelt wurde. Dann und wann wurde das Wasser gewechselt. »Nach 17 Tagen hatten die vorhandenen Prolifikationen sämtlich lotrechte, zylindrische Neuzuwächse erfahren und hatten außerdem zahlreiche neue, aufwärts gerichtete Prolifikationen gebildet von 1·5 bis 2·5 *cm* Länge. Nun wurde die Lage der Versuchsobjekte wiederum so geändert, daß die neu hinzugewachsenen Stücke in horizontale oder lotrecht invers gerichtete Stellung kamen. Nach 2 Tagen bereits waren an allen Spitzen vertikale Neuzuwächse zu beobachten, sowohl bei den invers gestellten, den Boden berührenden, wie bei denen in horizontaler Lage. Sie blieben nachher noch eine Woche stehen und wuchsen auch dann noch ein Stück weiter.«

Aus diesen Beobachtungen folgert Klemm, daß die Prolifikationen von *Caulerpa* schwach geotropisch sind, da unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen »die geotropische Richtkraft« vollständig zurücktritt.

Um gleich nach meiner Ankunft in Neapel mit den im Dunkeln entstandenen zylindrischen Prolifikationen experimentieren zu können, hat auf meine Bitte hin Herr Dr. Lo Bianco schon Anfang März eine Anzahl von *Caulerpa*-Stöcken in große Glaszylinder verpflanzt, die am Boden mit einer mehrere Zentimeter hohen Sandschicht bedeckt waren. Die Gefäße wurden im Hintergrunde des Zimmers, in dem ich arbeitete, über den Aquarien aufgestellt und mit darüber gestülpten Blechzylindern verdunkelt. Im Deckel jedes Zylinders

[1] P. Klemm, Über *Caulerpa prolifera*. Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Richtkräfte in Pflanzen. Flora, 77. Bd., 1893, p. 473, 474.

befand sich ein kleines Loch, durch welches ein am Ende eines Kautschukschlauches befestigtes Glasröhrchen gesteckt wurde; durch dieses wurde in dünnem Strahle kontinuierlich frisches Meerwasser in die Glasgefäße geleitet.

Nach meiner Ankunft — Ende März — waren die blattartigen Assimilationssprosse — ich will sie in üblicher Weise als »Blätter« bezeichnen — bereits mit zahlreichen stiftchenartigen Prolifikationen versehen (Fig. 1), die eine Länge von 5 bis 20 *mm* und eine Dicke von 0·4 bis 0·8 *mm* besaßen und an ihrem Ende konisch zugespitzt waren. Ihr abgerundeter Scheitel war 0·15 bis 0·25 *mm* dick. Häufig zeigten sie eine dichotome Verzweigung; die beiden Gabeläste waren meist von gleicher Länge. Seltener war die schon von Klemm beobachtete kandelaberartige Verzweigung eingetreten. Alle Ästchen standen genau vertikal aufwärts.

Die Färbung dieser etiolierten Prolifikationen hing von der Färbung der Blätter ab, die sie erzeugt hatten. Waren letztere chlorophyllreich, dunkelgrün, so waren auch die Ästchen bis auf den 1 bis 3 *mm* langen, weißen Spitzenteil grün gefärbt. War dagegen das Blatt nur blaßgrün, so waren die Ästchen nur in ihrer unteren, kleineren Hälfte grünlich gefärbt, in ihrem oberen Teile dagegen von weißer oder gelblichweißer Farbe. Die später entstandenen Ästchen waren häufig ihrer ganzen Länge nach rein weiß.

Die im Dunkeln neuangelegten Ästchen treten fast ausschließlich auf den Oberseiten der in den Kulturgefäßen meist schräg aufwärts gerichteten Blätter auf. Daß der Ort der Neubildung junger Blatt- und Stengelsprosse bei *Caulerpa* von äußeren Kräften bestimmt wird, ist in überzeugender Weise bereits von Noll[1] nachgewiesen worden. Abgeschnittene Blätter, die im Aquarium mittels eines Spiegels von unten beleuchtet wurden, bildeten ausnahmslos nur auf den belichteten Unterseiten Neuanlagen aus, woraus hervorgeht, daß der Ort der Neubildung in erster Linie vom Lichte bestimmt wird. Die

---

[1] Fr. Noll, Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, III. Bd., 1888, p. 470 ff.

im Dunkeln horizontal auf dem Sande liegenden zwölf Blätter brachten es im ganzen nur auf drei Neuanlagen, die alle auf der Oberseite erschienen. Ein sicherer Schluß auf den Einfluß der Schwerkraft ist aber in diesem Falle, wie Noll bemerkt, wegen der zu geringen Anzahl der Neubildungen nicht möglich; es konnte hier auch der Zufall im Spiele gewesen sein.

Meine Beobachtungen machen es aber zumindestens sehr wahrscheinlich, daß bei Lichtabschluß der Ort der Neubildungen von der Schwerkraft bestimmt wird: die physikalische Oberseite des Blattes ist es, auf der die Neuanlagen entstehen. Da aber durch das kleine Loch im Deckel des Blechzylinders, durch welches der Kautschukschlauch mit dem Glasröhrchen eingeführt wurde, immerhin eine von der Zimmerdecke reflektierte minimale Lichtmenge von oben her in das Kulturgefäß eindringen konnte, so ist die obige Schlußfolgerung mit einer gewissen Reserve auszusprechen. Daß bei Noll's Versuchen im Dunkeln nur ganz wenige Neuanlagen gebildet wurden, bei meinen Versuchen dagegen zahlreiche, kann aus dem Grunde nicht überraschen, weil Noll mit isolierten Blättern, ich dagegen mit ganzen, gut eingewurzelten Pflanzen experimentierte.

Daß der Ort der Neubildung von Prolifikationen nicht nur durch das Licht, sondern eventuell auch durch die Schwerkraft bedingt wird, ist auch aus ökologischen Gründen sehr wahrscheinlich. Die stiftchenförmigen Neuanlagen an den Blättern dürften unter natürlichen Verhältnissen nur dann gebildet werden, wenn eine Verdunklung der Blätter, mögen diese intakt geblieben oder abgerissen worden sein, durch Überdeckung mit einer Sand- oder Schlammschicht erfolgt ist. Da nun die Ausbildung negativ geotropischer, spitzer Ästchen zweifellos die Bedeutung hat, die lebende Substanz des verschütteten Blattes wenigstens teilweise wieder an das Tageslicht zu bringen und so ihre Fortexistenz zu sichern, so wäre es höchst zweckwidrig, wenn diese Ästchen auf den Unterseiten der Blätter entstehen würden. Auch die konisch zugespitzte, zylindrische Form der Ästchen, wodurch diese in hohem Maße befähigt sind, eine darübergelagerte Sand- oder Schlammschicht

zu durchbohren, ist sicher als eine nützliche Anpassung zu deuten.

Es wäre nicht ohne Interesse, festzustellen, ob nicht auch bei anderen Meeres- und Süßwasseralgen durch Verdunklung mittels Sand- oder Schlammschichten latente geotropische Eigenschaften geweckt werden, welche die verschütteten Pflanzen in stand setzen, entweder direkt durch geotropische Krümmung oder durch Vermittlung negativ geotropischer Neubildungen sich aus der sie überlagernden Sand- oder Schlammschicht gewissermaßen wieder herauszuarbeiten.

III.

Um die geotropischen Krümmungen der im Dunkeln entstandenen Ästchen von *Caulerpa prolifera* richtig beurteilen zu können, war vorerst die Wachstumsweise der Ästchen, insbesondere die Verteilung ihres Längenwachstums zu untersuchen.

Schon vor mehr als 60 Jahren hat Nägeli[1] aus der dichteren und minder dichten Anordnung der an die Zellmembran ansetzenden Zellulosefasern auf die Wachstumsweise der Stengel- und Blattspitzen geschlossen. In den Stengelspitzen »stehen die Fasern an den vorderen Enden ganz eng ineinander; nach hinten rücken sie bis auf einen gewissen Punkt allmählich auseinander«. An den eingebuchteten Blattspitzen sind die obersten, jüngsten Fasern, die in der Flächenansicht des Blattes als feine Punkte erscheinen, durchschnittlich 0·0015 bis 0·002''' voneinander entfernt. »Je weiter dieselben sich vom Punctum vegetationis entfernen, desto größer werden sie und desto mehr rücken sie voneinander. An ausgebildeten Blättern sind diese Punkte oder die Fasern durchschnittlich um 0·150''' voneinander entfernt.« Nägeli folgert daraus, daß dem eigentlichen Spitzenwachstum durch neue Membranbildung bis zu einer gewissen Entfernung von der Spitze noch ein »Wachstum durch Ausdehnung« folgt, eine interkalare Streckung, wie man heutzutage zu sagen pflegt.

---

[1] C. Nägeli, *Caulerpa prolifera* Ag. Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik; herausgegeben von Schleiden und Nägeli, I. Bd., Zürich 1844, p. 139 ff.

Später hat auch Janse[1] auf Grund von Zählungen festgestellt, daß im Blatte die Zahl der Zellstoffasern »an der Basis am kleinsten ist und von dort an nach der Spitze hin zuerst langsam, dann aber schnell zunimmt«. Wenn er aber daraus die Folgerung ableitet, daß die neuen Balken ausschließlich oder doch fast ausschließlich an der äußersten Blattspitze gebildet werden, so kann man dem im Hinblick auf die Zahlenangaben in seiner zweiten Tabelle[2] nicht zustimmen. In dieser Tabelle werden die Faserzahlen für 18·3 μ lange und 220 μ breite, unmittelbar aufeinander folgende Blattzonen, berechnet auf 1 mm^2, mitgeteilt. In der Richtung von der Spitze zur Basis wurden folgende Zahlen ermittelt:

12000, 7040, 6270, 5830, 5940, 6100, 5610, 6600, 6490.

In der neunten Zone, 165 μ vom Scheitel entfernt, waren also noch mehr Zellulosebalken (6490) vorhanden als in der dritten Zone (6270), deren Entfernung vom Scheitel nur 55 μ betrug. Da nun in der zwischen diesen beiden Zonen befindlichen, dem Scheitel noch immer sehr nahen Strecke selbstverständlich noch ein sehr ausgiebiges Flächenwachstum der Membran stattgefunden hat, so folgt daraus, daß in dieser Strecke während ihres Wachstums zahlreiche Zellulosebalken zwischen den schon vorhandenen neu gebildet, d. h. interkalar eingeschaltet wurden. Nur so ist es zu erklären, daß die Zahl der Balken von der dritten bis zur neunten Zone nicht nur nicht abgenommen, sondern sogar etwas zugenommen hat.

In den im Dunkeln entstandenen Ästchen treten die ersten sehr zarten Zellulosefasern schon knapp unter dem Scheitel, zirka 0·1 *mm* von diesem entfernt, auf. Um Zählungen vornehmen zu können, wurden die vorher mit Alkohol fixierten Ästchen einige Stunden lang mit Javelle'scher Lauge behandelt, bis sie ganz durchsichtig geworden waren. Da bei der sehr ungleichen Entfernung der Insertionsstellen der Fasern brauch-

---

[1] J. M. Janse, Die Bewegungen des Protoplasma von *Caulerpa prolifera*. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 21. Bd., 1889, p. 180 ff.

[2] L. c., p. 182.

bare Durchschnittswerte kaum zu erzielen sind, so nahm ich, gleich Janse, in verschiedenen Entfernungen vom Scheitel Zählungen der »punktförmigen« Ansatzstellen der Fasern für bestimmte Flächenstücke der Membran vor. Nachstehend teile ich die Resultate solcher Zählungen, die am Endstück eines 2 *cm* langen Ästchens vorgenommen wurden, in tabellarischer Form mit:

Nummer der Zone	Entfernung vom Scheitel	Größe des Flächenstückes	Zahl der Fasern	Zahl der Fasern pro 0·1 mm^2
I.......	0·1 *mm*	0·016 mm^2	27	168
II.......	0·5	0·034	38	112
III.......	1·0	0·032	34	106
IV.......	1·5	0·054	30	55
V.......	2·0	0·044	21	50

Die Anzahl der radialen Fasern pro Flächeneinheit ist also knapp unter dem Scheitel, wie schon Nägeli und Janse gefunden haben, am größten. In der Zone II und III ist die Zahl der Fasern pro Flächeneinheit ungefähr gleich groß (112 und 106; die Differenz von 6 fällt in den Bereich der Beobachtungsfehler). Es ist nun nicht anzunehmen, daß in der Strecke zwischen Zone II und III kein Längenwachstum mehr stattgefunden hat, weil ein solches zwischen Zone III und IV noch in ausgiebigem Maß erfolgt ist, wie dies aus der beträchtlichen Abnahme der Anzahl der Fasern (106 und 55) deutlich hervorgeht. Daraus folgt also, daß zwischen Zone II und III, d. i. in einer Entfernung von 0·5 bis 1 *mm* vom Scheitel, während des Längenwachstums eine interkalare Neubildung von radialen Zellstoffasern stattgefunden hat, so daß trotz des Flächenwachstums der Membran die Anzahl der Fasern pro Flächeneinheit keine nennenswerte Abnahme erfahren konnte. Eine solche interkalare Einschaltung neuer Fasern hat sicher auch schon zwischen Zone I und II stattgefunden, so daß auch hier

die wenn auch beträchtliche Abnahme der Faserzahl kein richtiges Bild vom Ausmaß des Längenwachstums zu geben vermag. Erst von der Zone IV, d. i. 1·5 *mm* vom Scheitel an, blieb die Anzahl der Fasern pro Flächeneinheit annähernd gleich groß, das Längenwachstum war (gleich dem Dickenwachstum) nahezu oder ganz erloschen.

Der interkalaren Einschaltung radialer Zellulosefasern im Endstücke des Ästchens entspricht es, daß die Fasern hier von sehr ungleicher Dicke sind, was schon von vornherein auf ihr ungleiches Alter hindeutet. Beweisend ist aber diese Tatsache für sich allein natürlich nicht.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß aus der Verteilung der radialen Zellulosefasern kein sicherer Schluß auf die Verteilung des Längenwachstums der Ästchen zu ziehen ist. Es war daher die Methode der künstlichen Markierung nicht zu umgehen, um verläßliche Resultate zu erlangen.

Zu diesem Zwecke wurden einzelne Pflanzen, deren Blätter reichliche Ästchen aufwiesen, aus den Kulturgefäßen in mit Meerwasser gefüllte, 12 *cm* hohe, 12 *cm* breite und 3 *cm* tiefe Glasküvetten gebracht und dabei so orientiert, daß die früher vertikal aufrechten Ästchen nunmehr horizontal standen. Eine besondere Fixierung der Pflanzen, respektive Blätter war meist nicht notwendig, da dieselben an den Wänden der engen Küvetten durch Reibung genügend festgehalten wurden. Nötigenfalls wurden zur Fixierung Glasstäbe zu Hilfe genommen. Die Markierung der Ästchen geschah in der Weise, daß auf die Wasseroberfläche Gips- oder Glaspulver gestreut wurde. Von den untersinkenden Körnchen und Splittern blieben einige an den Ästchen in verschiedenen Entfernungen von der Spitze haften und konnten nun als Marken benützt werden. Die Länge der einzelnen Zonen wurde mit Hilfe des Okularmikrometers eines Horizontalmikroskops bestimmt. Die Entfernung zweier Teilstriche des Mikrometers entsprach 20 μ. Bei der ersten Messung wurden die einzelnen Marken in ihrer Lage und Umrißform möglichst genau aufgezeichnet, um jene Fehlerquelle zu vermeiden, die aus einer nachträglichen Verschiebung der Marken durch kleine Tiere etc. erwachsen konnte. Nach der ersten Messung wurde die Glasküvette mittels eines innen geschwärzten

Sturzes aus Pappendeckel verdunkelt; die nächste Messung wurde nach 24 Stunden vorgenommen.

Nur wenige von den zahlreichen Ästchen, die ich auf diese Weise markiert hatte, lieferten brauchbare Versuchsresultate; gewöhnlich waren am nächsten Tage die Marken abgefallen, seltener verschoben. Immerhin konnte in einigen Fällen ein einwurfsfreies Ergebnis erzielt werden. Es waren das hauptsächlich solche Ästchen, die nach 24 Stunden noch keine oder keine nennenswerte geotropische Aufwärtskrümmung erfahren hatten.

In nachstehender Tabelle teile ich die an drei kräftig wachsenden Ästchen durchgeführten Messungen mit. Die einzelnen Längszonen sind vom Scheitel an basalwärts mit I, II, III... beziffert. Die Temperatur betrug 17 bis 19° C.

Nummer der Zone	Länge der Zonen in Skalenteilen des Okularmikrometers		Längenzuwachs in Prozenten
	zu Beginn des Versuches	nach 24 Stunden	
	A.		
I	11	22	100
II	11	17	54
III	17	22	29
IV	15	15	0
V	20	20	0
	B.		
I	13	40	207
II	10	18	80
III	20	30	50
IV	10	12	20
V	15	15	0
	C.		
I	13	35	169
II	27	33	22
III	20	24	20
IV	16	16	0

Aus diesen Zahlenangaben ergibt sich folgendes:

1. Die Gesamtlänge des im Längenwachstum begriffenen Endstückes des Ästchens *A* betrug höchstens 0·78 *mm*, des Ästchens *B* 1·06 *mm*, des Ästchens *C* 1·2 *mm*. Wie vorauszusehen war, ist die Gesamtlänge der Wachstumszone bei den einzelnen Ästchen eine ziemlich verschiedene; sie kann nach anderen Beobachtungen bis auf 1·5 *mm* ansteigen, andrerseits bis auf 0·5 *mm* sinken.

2. Der gesamte Längenzuwachs betrug innerhalb 24 Stunden beim Ästchen *A* 0·44 *mm*, beim Ästchen *B* 0·9 *mm*, beim Ästchen *C* 0·64 *mm*. Bezogen auf die Gesamtlänge der wachsenden Region betrug also der Längenzuwachs bei *A* 56%, bei *B* 85%, bei *C* 53%. Die Ästchen wachsen demnach langsamer als Wurzeln phanerogamer Pflanzen. Nach den von Sachs[1] mitgeteilten Zahlenangaben berechnet sich z. B. der Gesamtzuwachs zweier Keimwurzeln von *Vicia Faba* in 24 Stunden, bezogen auf die Gesamtlänge der wachsenden Region, auf 250%.

3. Die Wachstumsschnelligkeit ist in der Spitzenregion des Ästchens am größten und nimmt gegen das basale Ende der wachsenden Region zu erst rascher, dann langsamer ab. Ausgiebiges Spitzenwachstum kombiniert sich demnach mit nachträglicher interkalarer Streckung. Die Ästchen von *Caulerpa* nehmen hinsichtlich der Wachstumsverteilung gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen den Wurzelhaaren, Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia*,[2] Pilzhyphen[3] einerseits und den Wurzeln der höher entwickelten Pflanzen andrerseits ein. Denn bei ersteren findet nur Spitzenwachstum statt, bei letzteren ist die interkalare Streckung weit ausgiebiger als das Spitzenwachstum.

---

[1] J. Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, I. Bd., 1874, p. 417.

[2] Vergl. G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1886, p. 54 ff. — Derselbe, Über das Längenwachstum und den Geotropismus der Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia*. Österr. bot. Zeitschrift, 1889, Nr. 3.

[3] M. O. Reinhardt, Das Wachstum der Pilzhyphen. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 23, 1892.

Schließlich muß noch bemerkt werden, daß die interkalare Streckung der wachsenden Ästchen durch experimentelle Eingriffe ganz oder fast ganz unterdrückt werden kann, so daß nur noch Spitzenwachstum stattfindet. Zu Beginn meiner Versuche trachtete ich ein Verfahren ausfindig zu machen, welches ein besseres Festhaften der als Marken dienenden Glassplitter bewirken sollte. Zu diesem Zwecke bepinselte ich die Ästchen rasch mit einer Gelatinelösung, der Glaspulver zugesetzt war, und brachte dann die Pflanze in die Glasküvette. Nach 24 Stunden waren die Ästchen an der Spitze häufig geplatzt, das Plasma war in Form eines erstarrten Klumpens ausgetreten. Diejenigen Ästchen aber, welche die Prozedur gut überstanden hatten, zeigten nunmehr ausschließliches Spitzenwachstum. Nachstehend ein Beispiel. Die Einrichtung der Tabelle ist dieselbe wie oben.

Nummer der Zone	Länge der Zonen in Skalenteilen des Okularmikrometers		Längenzuwachs in Prozenten
	zu Beginn des Versuches	nach 24 Stunden	
I	15	45	200
II	30	30	0
III	40	40	0
IV	27	27	0
V	28	28	0

Dieses Beispiel lehrt zugleich, daß das Spitzenwachstum der mit einer dünnen Gelatinehülle versehenen Ästchen gegenüber dem der auf gewöhnliche Weise markierten Ästchen keineswegs zurückbleibt. Auf welche Weise die Gelatinehülle die interkalare Streckung zum Stillstande bringt, ist ungewiß, doch kann es sich kaum um eine rein mechanische Hemmung handeln. Bezüglich der Wurzeln hat Pfeffer[1] gefunden, »daß

[1] Vergl. Pfeffer, Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 27, p. 482. — Fr. Hering, Über Wachstumskorrelationen etc. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 29, p. 144 ff.

durch Einschmelzen in Gelatine die Wachstumsverteilung in der Wurzel nicht wesentlich verändert wird«.

IV.

Bekanntlich nimmt die geotropische Krümmung eines Organs zumeist in der am schnellsten wachsenden Region desselben ihren Anfang. Wenn aber die Perzeptionszone nicht mit der am schnellsten wachsenden Partie zusammenfällt, so pflegt die Krümmung in der der Perzeptionsstelle am nächsten liegenden Region zu beginnen; erst etwas später dehnt sie sich auf die am stärksten wachsende Region aus. Rothert[1] hat dies für die Keimblattscheiden der Gräser, Czapek[2] für Wurzeln nachgewiesen.

Unter der Voraussetzung, daß das geotropische Perzeptionsvermögen annähernd gleichmäßig über die ganze Länge der im Wachstum begriffenen Endpartie der Ästchen von *Caulerpa* verteilt ist, müßte man erwarten, daß nach der Horizontallegung die Krümmung in der am schnellsten wachsenden Endzone beginnen würde. An der Spitze hätte zunächst eine scharfe Krümmung einzutreten, die sich dann basalwärts allmählich verflachen müßte. Von einer solchen Form der Krümmung ist aber in Wirklichkeit nichts zu sehen. Die geotropische Krümmung beginnt vielmehr in einer ziemlich weit hinter dem Scheitel gelegenen Zone, in der das Längenwachstum schon viel langsamer verläuft als in der Endregion.

24 Stunden nach erfolgter Horizontallegung der Ästchen war in der Regel die Endpartie von 2 bis 2·5 *mm* Länge in flachem Bogen um 15 bis 30° geotropisch aufwärts gekrümmt (Fig. 4, 5), wobei die stärkste Krümmung in einer 0·5 bis 0·7 *mm* langen Zone, die 0·5 bis 0·7 *mm* hinter dem Scheitel begann, zu beobachten war. Die im schnellsten Längenwachstum begriffene Endzone war oft fast ganz gerade.

---

[1] W. Rothert, Über Heliotropismus. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, 1896, p. 189.

[2] Fr. Czapek, Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 35, p. 361 ff.

Die Zone, in der die geotropische Krümmung beginnt, liegt manchmal unmittelbar vor den schon ausgewachsenen Teilen, ist also die am langsamsten wachsende Zone. In einem Falle war der Endteil des Ästchens durch zwei Marken in zwei gleich lange Zonen I und II von je 0·32 *mm* Länge geteilt worden. Nach 24 Stunden war die Endzone (I) um 0·58 *mm* gewachsen und fast ganz gerade geblieben; die Zone II dagegen, in welcher die geotropische Krümmung fast ausschließlich erfolgt war, hatte auf der Oberseite (Konkavseite), wo sich die Marken befanden, gar kein Längenwachstum erfahren; die auf Grund einer möglichst genauen Zeichnung ausgeführte Konstruktion ergab für die Unterseite (Konvexseite) einen Längenzuwachs von zirka 0·07 *mm.* Der Krümmungswinkel betrug zirka 40°.

Nach einigen Tagen ist die geotropische Aufwärtskrümmung beendet. Der oberhalb der Krümmungszone befindliche Teil des Ästchens steht wieder vertikal aufrecht. Der Krümmungsbogen zeigt zuweilen keinen gleichmäßigen Verlauf, sondern zwischen flacheren Bogenstücken treten solche mit kürzerem Krümmungsradius auf (Fig. 3) — eine Erscheinung, die ich seinerzeit auch an den sich positiv krümmenden Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* beobachtet habe. Perioden energischerer Reaktion wechseln also mit solchen schwächerer Reaktion ab. Ob dies auf einem Wechsel des Grades der geotropischen Empfindlichkeit oder des Reaktionsvermögens beruht, bleibt unentschieden. Manche Ästchen vermochten sich überhaupt nicht wieder ganz aufzurichten, sondern wuchsen in mehr oder minder schräger Richtung nach aufwärts geradlinig weiter. Ob bei genügend langer Beobachtung schließlich nicht doch die Einstellung in die Lotlinie erfolgt wäre, ist eine offene Frage.

Die mit einer dünnen Gelatinehülle versehenen Ästchen (vergl. oben p. 587), die zunächst nur Spitzenwachstum zeigten, wiesen 24 Stunden nach der Horizontallegung noch keine geotropische Krümmung auf. Dieselbe trat erst nach einigen Tagen ein, als der durch Spitzenwachstum erzielte Zuwachs sich soweit verlängert hatte, daß nunmehr auch die interkalare Streckung wieder zur Geltung kam.

Sehr lehrreich sind die Erscheinungen, welche sich bei inverser Vertikalstellung der Ästchen (die Spitzen abwärts gerichtet) einstellen. Nach 24 Stunden läßt sich zwar eine schwache geotropische Krümmung der hinter der Endzone gelegenen Region wahrnehmen, in der Verlängerung dieser gekrümmten Zone liegt aber nicht die ursprüngliche Endzone, sondern ein unter dieser neuangelegter Scheitel, der also eine seitliche Auszweigung vorstellt (Fig. 6). Die ursprüngliche Endzone von ungefähr 0·2 *mm* Länge ist durch den neuen, höckerförmigen Vegetationspunkt aus ihrer Lage gebracht und zurückgedrängt worden, so daß sie trotz der schwachen geotropischen Krümmung der darunter befindlichen Zone nach wie vor vertikal abwärts oder sogar in entgegengesetzter Richtung etwas schräg abwärts orientiert ist. Besonders auffallend ist ferner, daß diese von der geotropischen Aufrichtung ausgeschlossene Endzone schon nach 24 Stunden abgestorben oder wenigstens im Absterben begriffen ist. Das im Scheitel befindliche Plasma ist zwar noch licht, der darunter befindliche Zellinhalt ist aber mißfarbig geworden, von braungelber Farbe und grenzt sich ziemlich scharf von dem ganz lichten, neuen Scheitel ab.

Nach 48 Stunden ist die geotropische Krümmung der hinter der neuen Vegetationsspitze gelegenen Zone noch etwas stärker geworden, die alte abgestorbene Spitze hat sich natürlich nicht verlängert und auch sonst nicht sichtbar verändert, die neue Spitze dagegen ist bereits ansehnlich gewachsen und schon länger als die alte (Fig. 7). Sie wächst horizontal oder etwas schräg abwärts geradlinig weiter, ohne die geringste Neigung zur geotropischen Aufwärtskrümmung zu zeigen.

Am dritten Tage ist das Bild im wesentlichen dasselbe. Die geotropische Krümmung der hinter der abgestorbenen Endzone befindlichen Region ist zum Stillstande gekommen, die neue Vegetationsspitze ist geradlinig weitergewachsen. Erst am vierten oder fünften Tage, bei langsamem Wachstum noch später, wenn die neue Spitze ungefähr so lang geworden ist, wie die gesamte, im Längenwachstum begriffene Region der vertikal aufwärts wachsenden Ästchen, beginnt sich dieselbe